УДК 595.7:591.493

ЛАРВАЛЬНЫЕ И ПОСТЛАРВАЛЬНЫЕ СЕГМЕНТЫ ГОЛОВЫ НАСЕКОМЫХ

Л. В. Пучкова

(Киевский государственный университет)

Головная тагма насекомых — продукт интеграции предротовых и определенной части послеротовых элементов. Проблема эта изучается без малого сто лет. Чаще всего спор идет о числе и характере вовлеченных в состав головы сегментов. Обобщение данных по онтогенезу головной тагмы различных артикулят (Articulata) позволило Зивингу (Siewing, 1963) дополнить теории, опирающиеся на результаты, полученные при изучении только взрослых насекомых (Holmgren, 1916; Hanström, 1928; Snodgrass, 1938), обосновать метамерную природу антеннулярных структур и доказать наличие впереди антеннулярного еще одного метамера, о существовании которого высказывались предположения и раньше (Wiesmann, 1926; Heymons, 1901; Иванов, 1940 и др.). Не исключено, однако, что утверждение Зивинга о том, что в состав головы входит шесть метамеров, не окончательно и сегментарных элементов в голове насекомых окажется еще больше. В связи с этим особое внимание должно быть уделено структурам, обозначаемым как акральные.

В определении объема и значения последних также нет единства взглядов. Одни исследователи относят к ним всю апикальную часть головы впереди антеннул или включая их (Weber, 1952; Snodgrass, 1960 и многие другие), другие относят к акрону и сегмент вторых антенн (Butt, 1960), некоторые ученые вообще не оставляют для акрона места в составе головы насекомых (Wiesmann, 1926; Henry, 1948; Ferris, 1958 и др.). Обилие точек зрения и тут говорит о нерешенности вопроса. Чтобы разобраться в нем, необходимо проследить путь генетического развития предротовых структур членистоногих, начиная от двухслойного ктенофорообразного предка всех артикулят.

Наряду с первичным ассоциативным аппаратом — аборальным органом, усложнение и элевация функций которого приведет в дальнейшем к формированию радиально симметричного четырехлучевого эндона, у них, как и у современных ктенофор (Ctenophora), было диффузное нервное сплетение, имеющее неясную тенденцию к концентрации вокруг первичного рта. Более высокие степени его упорядочения дали впоследствии восьмилучевой ортогон с циркумбластопоральным нервным кольцом. В непосредственной связи с дериватами эндона развились древнейшие церебральные органы зрения и обоняния (первоначально в числе четырех). Это — четыре простых глазка аннелид (Annelida), сохраняющиеся в более или менее полном числе у всех членистоногих или редуцирующиеся, и две — четыре нухальные ямки, исчезнувшие у членистоногих в связи с полной утратой ими ресничного покрова.

Во всем эндональном комплексе аннелид независимо от способа его образования в онтогенезе проявляется в конечном счете тенденция к разделению на передний, средний и задний отделы соответственно определенным функциональным задачам. Задний отдел обрабатывает ольфакторную информацию, средний — зрительную, а передний, содер-

жащий грибовидные тела, обеспечивает ассоциативные связи с брюшной цепочкой. В мозгу современных высших членистоногих в эндональных структурах появляются новые функциональные участки, в первую очередь протоцеребральный мост и центральный комплекс, раздвигающий (вместе с заключающей их межцеребральной частью) протоцеребральные лопасти. Последние соответствуют каждая правой и левой половине мозга аннелид и также делятся на передний, средний и задний

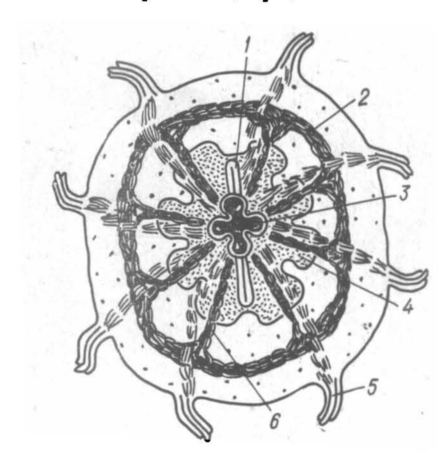


Рис. 1. Схема строения ктенофорообразного предка олигомерных организмов:

1 — щель первичного рта гребневиков; *2* — циркумбластопоральное нервное кольцо; *3* — аборальный орган; *4* — карманы гастральной полости; *5* — гребные пластинки; *6* — радиальное нервное сплетение.

участки. Из них передний и средний участки наряду с новыми в значительной мере сохраняют те же связи, что присущи и соответствующим отделам мозга аннелид. Задний же ввиду утраты нухальных ямок играет теперь чисто ассоциативную роль. В эндональных структурах аннелид и членистоногих наблюдается вторичная внешняя билатеральная упорядоченность. Анцестрально радиальное их строение подчеркивается сложностью не подчиняющихся билатеральной симметрии фиброзных связей функциональных участков.

Первоначально эндональные структуры занимали дорсальное по отношению ко рту положение (рис. 1), а по мере превращения радиально симметричного организма в билатеральный, ориентированный относительно продольной оси, должны были занять антеродорсальное положение. Одновременно у них появились связи с восьмилучевой ортогональной нервной системой. Ориентация последней относительно длинной оси тела в свою очередь привела к тому, что длина различных пар радиальных стволов и расстояния между отдельными парами точек пересечения радиальных стволов с циркумбластопоральным кольцом стали неодинаковыми. В этих точках возникали первичные нервные узлы. В результате их сближения друг с другом по обе стороны от первичной кишки появились предпосылки к возникновению четырехсегментного организма (рис. 2). Два метамера такого организма оказались сближенными на переднем конце тела впереди рта. Два других заняли послеротовое положение. Впоследствии на переднем краю последнего (анального) сегмента возникла зона пролиферации и субтерминального роста, первоначально продуцировавшая гомономные вторичные сегменты, как бы наращивавшие собой ряд сериальных экзо- и эндосоматических органов первичного комплекса. Сегменты, возникшие в процессе превращения восьмилучевого ктенофорообразного организма в олигомерный трехслойный, следует считать истинно ларвальными, первичными. Естественно, что на переднем конце тела полимеризованных организмов их должно быть три. Действительно, это наименьшее из распространенных среди полимерных аннелид число ларвальных сегментов. Среди членистоногих (Arthropoda) число

сегментов, относимых к ларвальным, варьирует от трех до пяти и более, но скорее это не настоящие ларвальные сегменты, а вторично ларвализованные. Настоящие ларвальные сегменты, особенно преоральные, занимая апикальное положение, подверглись далеко идущей интеграции с эндональными структурами и в онтогенезе не проявляются. (Такое объяснение может быть предложено потому, что различные исследователи

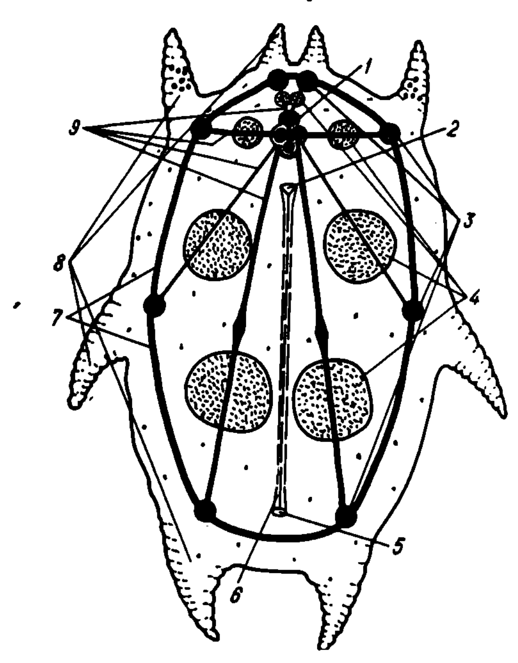


Рис. 2. Схема строения четырехсегментного олигомерного организма (низшая ступень метамеризации ктенофорообразного организма):

1 — эндон — дериват аборального органа гребневиков; *2* — первичный рот; *3* — нервные узлы первого — четвертого сегментов; *4* — целомические полости первого — четвертого сегментов; *5* — анальное отверстие; *6* — кишечная трубка; *7* — коннективальные связи — дериваты отрезков циркумбластопорального кольца; *8* — четыре пары конечностей (придатков); *9* — радиальные стволы ортогона (четыре пары).

по-разному определяют число ларвальных сегментов у одних и тех же групп членистоногих, и часто относят к числу ларвальных явно вторичные метамеры). Так, П. П. Иванов (1944) и другие считают ларвальными все сегменты науплиуса ракообразных, в т. ч. и сегмент вторых антенн, содержащий у многих из них метанефридиальные эмунктории — антеннальные железы, а О. А. Мельников (1970) к числу ларвальных относит все сегменты головы термита вплоть до лабиального. Вторичная ларвализация некоторой части постларвальных сегментов характерна для переднего конца тела всех членистоногих, а у ателоцерат (Atelocerata) ларвализуется и определенное число задних сегментов. Вторичная ларвализация определяется деятельностью эмбриональных центров организации и может в известных случаях объясняться также правилом В. А. Догеля (1953) и процессами тагматизации. Суть этих процессов выходит за рамки настоящей статьи, но заслуживает особого рассмотрения.

Итак, из трех передних ларвальных сегментов два первично преоральны. Элементы первого анцестрально апикальны. Придатки его скорее всего стали играть роль ротовых, и им, возможно, соответствуют губные сосочки аннелид. В голове членистоногих они утрачены полностью и к элементам первого сегмента могут быть отнесены, вероятно, только фронтальные, а может быть, и клипеальные структуры. Нервные узлы этого сегмента, оказавшись в непосредственной близости от смещенного апикально рта, возможно, легли в основу висцеральной нервной системы, и тогда филогенез их может быть прослежен в истории образования стоматогастрического нервного аппарата и фронтального ганглия. В дефи-

нитивной голове высших членистоногих непосредственные связи последнего с эндональными структурами почти всегда утрачены, но иногда прослеживаются в виде тонких протоцеребральных нервов к фронтальному ганглию, существующих наряду с вторичными трито-, а иногда и дейтоцеребральными у многоножек (Myriapoda), ногохвосток (Collembola), тлей (Aphidae) и некоторых других членистоногих. В раннем онтогенезе закладка первого невромера почти не прослеживается, если не считать преокулярных узлов у рачка *Lernaea* (Педашенко, 1899). Иннервируемые ими провизорные придатки могут соответствовать придаткам первого сегмента, но закладки их так бедны признаками, что, по справедливому замечанию В. Н. Беклемишева (1964), гомология их всегда будет гадательной.

Придатки второго сегмента по своему положению оказались наиболее приспособленными для выполнения анализаторной функции, и на них сконцентрировалось большое количество первичных экзорецепторов (Пучкова, 1971а). Позже, в силу разделения и интенсификации функций, преимущественное развитие на них получили фоторецепторные сенсиллы, а сами придатки вошли в состав головы в качестве участков, несущих сложные глаза (Пучкова, 1971а, б). Элементы второго ортогонального невромера уже у четырехсегментного предка артикулят оказались в непосредственной близости от эндонального комплекса, по бокам от него (рис. 2). Укорочение соединявших их радиальных стволов привело к интеграции узлов второго сегмента с эндоном и образованию архецеребрума, в котором узлы второго сегмента приобрели значение оптических ганглиев. Поскольку дериваты второго ларвального сегмента играют заметную роль в дефинитивной голове современных членистоногих, а элементы первого и третьего сильно рудиментированы — удобно именовать их по отношению ко второму (окулярному) как пре- и постокулярные. Тем самым весь комплекс ларвальных сегментов получает сходные наименования, отличающие их от постларвальных.

Доводы в пользу сегментарного значения сложных глаз уже рассматривались ранее (Пучкова, 1970, 1971а). К ним можно добавить, что в онтогенезе членистоногих оптические ганглии, как и другие туловищные ганглии, закладываются в виде плакод и в одном ряду с ними, а у ракообразных в оптических ганглиях их подвижных глаз наряду с сенсорной имеется и моторная группа волокон, подобно ганглиям брюшной нервной цепочки, тогда как в чисто эндональных узлах моторных элементов не должно быть. Серьезным свидетельством против сегментарной природы окулярных и преокулярных элементов может быть отсутствие соответствующих целомов. Но уже у первичнометамеризованного, выводимого от ктенофорообразного предка трехслойного организма они должны были быть сильно уменьшенными (рис. 2) и, по всей вероятности, бесследно исчезли в филогенезе современных артикулят. Мышечные элементы простомиума аннелид развиваются из т. н. первичных мезенхимных клеток (Siewing, 1963). Не исключено, что последние обязаны своим происхождением материалу, иммигрирующему с поверхности глазных лопастей зародыша, и тогда их формирование не отличается в принципе от некоторых случаев формирования миомеральных зачатков третьего ларвального метамера. Отсутствие целомов в первых двух метамерах объясняется также гипотезой Ремане (Remane, 1950), хотя последняя и не может быть принята безоговорочно.

Зато целомические мешки постокулярного сегмента с самого начала были хорошо выражены (рис. 2) и дали, по гипотезе Ремане, начало соматоцелю. За их счет формируется передняя кишка и ее мышечный слой, а также передняя часть мозговой ветви аорты. Эти структуры воз-

никают у аннелид на базе пальпарных сомитов, а у высших членистоногих — из материала сомитов, располагающихся в эмбриогенезе между закладками оптических и антеннулярных структур, т. е. за счет сомитов, названных Зивингом (1963) преантеннальными. Поскольку они анцестрально непосредственно постоpальны, что доказывается формированием за их счет стомодеальных структур — это и есть сомиты третьего ларвального (постокулярного) сегмента, анцестрально посторального — это действительно первый цефализированный туловищный сегмент. Уже у аннелид его ганглии тесно слиты с архецеребрумом в качестве пальпарных узлов, а придатки приобрели хеморецепторную функцию. Чувствительную роль в качестве «антенн» играют они и у первичнотрахейных (Onychophora). Чувствительными были они, по всей вероятности у низших трилобитообразных (Tetracephalosomita), но уже у высших трилобитов (Trilobita) чувствительная функция их перешла к придаткам позади лежащих, постларвальных, сегментов. В то же время придатки постокулярного сегмента стали вторично предротовыми в силу каудальной миграции рта. Дистальная часть их у трилобитов редуцировалась, а проксимальная стала играть роль вторичной верхней губы и вступила в тесную пространственную связь со скелетными элементами преокулярного сегмента. Это отмечает в онтогенезе термита О. А. Мельников (1970). Парные нервные узлы пальп аннелид соединяются то преоральной, то посторальной комиссурой. У членистоногих комиссура между постокулярными узлами всегда преоральна, а сами они образуют вентральные тела протоцеребрального отдела мозга.

Сегментарный характер метамерно размещенных позади протоцеребрума отделов после произведенного Зивингом (1963) анализа не должен вызывать ни у кого сомнений. Все они постларвальны, хотя передний из них — антеннулярный не имеет наиболее убедительного признака постларвальности — рудиментарных дериватов целомодуктов. Нельзя забывать, однако, что это первый из цефализированных постларвальных сегментов, вошедший в головную тагму членистоногих уже в кембрии. Надо помнить также правило В. А. Догеля, объясняющее тенденцию к рудиментации метамерных структур в сегментах крайнего расположения. В свете этих положений отсутствие даже намека на целомодукты не выглядит непреодолимым препятствием для отнесения этого сегмента к постларвальным.

Расшифровка сегментарного состава головы, особенно ее переднего отдела, потребовала усилий большого числа исследователей разных стран. Предложенная гипотеза тоже, возможно, не будет последним словом в обсуждении этой проблемы. Как говорил Зивинг (1963), «она вынесена на рассмотрение и должна через новые находки быть дополненной, измененной или отброшенной» (с. 468). Однако ясно, что проблему сегментарного состава головы насекомых нельзя решать на основе только онтогенетических данных, т. к. постепенное увеличение числа сегментов головной тагмы в эмбриогенезе членистоногих отражено плохо. Лучше оно прослеживается в палеонтологическом плане (Sharov, 1966; Пучкова, 1970). Но палеонтологическая летопись также не в силах пока заполнить все пробелы в понимании процесса. Последний может быть расшифрован на базе имеющихся сравнительно-анатомических, эмбриональных и палеонтологических материалов при условии учета общих закономерностей эволюционного процесса. Нельзя переоценивать почти полное отсутствие прямых рекапитуляций состояний четырехсегментного предка и ряда других более поздних этапов эволюции в онтогенезе современных артикулят. Многочисленные гетерохронии и девационные отклонения, а также прямые выпадения стадий анцестраль-

ной рекапитуляции — акцелерации привела к тому, что из эмбриональной ткани у артикулят появляются иные, чем у предков, зачатки органов. Связь этих новообразований с первоначальными структурами может быть установлена только на основе учения А. Н. Северцова о морфологических закономерностях эволюции. Именно так должен быть объяснен тот факт, что в эмбриогенезе раков, а из насекомых — тараканов (Rohrschneider, 1968) ортогональные по происхождению вентральные тела и эндональные протоцеребральный мост и элементы центрального комплекса развиваются как бы из общего зачатка. В данном случае это не результат анаболии, а типичное развитие по типу вторичного архаллаксиса.

ЛИТЕРАТУРА

Беклемишев В. Н. 1964. Основы сравнительной анатомии беспозвоночных. М.

Догель В. А. 1953. Олигомеризация гомологических органов как один из главных путей эволюции животных. Л.

Иванов П. П. 1940. Эмбриональное развитие сколопендры в связи с эмбриологией и морфологией Tracheata. Изв. АН СССР, сер. биол., № 6.

Его же. 1944. Первичная и вторичная метамерия тела. Журн. общ. биол., т. 5, № 2.

Мельников О. А. 1970. Эмбриогенез Anacanthotermes ahngerianus (Isoptera, Hodotermitidae), ларвальная сегментация и природа лабрума. Зоол. журн., т. XL, в. 6.

Педашенко Д. Д. 1899. Эмбриональное развитие и метаморфоз Lernaea branchialis L. Тр. СПб. об-ва естествоисп., т. 26, в. 4.

Пучкова Л. В., 1970. Сегментарний склад голови комах. ДАН УРСР, № 7.

Её же. 1971а. Можливий шлях формування складових частин оматидію членистоногих у порівняльно-анатомічному плані. Там же, № 8.

Её же. 1971б. Морфологічне значення очної капсули комах. Там же, № 11.

Butt F. H. 1960. Head Development in the Arthropods. Biol. Rev. Cambr. philos. Soc., v. 35, № 1.

Ferris G. F. 1958. The nervous system of insects. Proc. Xth. Int. Congr. Ent. Montreal 1956.

Hanström B. 1928. Die Beziehungen zwischen dem Gehirn der Polychaeten und dem der Arthropoden. Z. Morph. u. Ökol., № 11.

Henry L. M. 1948. The nervous system and the segmentation of the head in the Annulata. Microentomology, № 13.

Heymons R. 1901. Die Entwicklungsgeschichte der Scolopender. Zoologica., Bd. 13, H. 33.

Holmgren N. 1916. Zur vergleichenden Anatomie des Gehirns von Polychaeten, Ohychophoren. Xiphosuren, Arachniden, Crustaceen, Myriapoden und Insecten. Kungl. svenska. vetensk. Handl., v. 56.

Remane A. 1950. Die Entstehung der Metamerie der Wirbellosen. Verh. Dtsch. Zool. Ges. Mainz. 1949.

Rohrschneider I. 1968. Beitrage zur Entwicklung des Vorderkopfes und der Mundregion von Peripatus americana. Zool. Jb., v. 85, H. 4.

Siewing R. 1963. Zum Problem der Arthropodenkopfsegmentierung. Zool. Anz., Bd. 170, № 11—12.

Sharov A. G. 1966. Basic Arthropodan Stock with special Reference to Insects. Pergamon Press.

Snodgrass R. E. 1938. Evolution of the Annelida, Onychophora and Arthropoda. Smithsonian Inst. Misc. Coll., v. 97, № 6.

Его же. 1960. Facts and theories concerning the insect head. Там же, v. 142, № 1.

Weber H. 1952. Morphologie, Histologie and Entwicklungsgeschichte der Articulaten. Fortschr. Zool., № 9.

Wiesmann R. 1926. Entwiclung von Carausius. In Leuringer H., Wiesmann R., Lehmann F. «Zur Kenntniss der Anatomie und Entwicklungsgeschichte der Stabheuschrecke Carausius morosus Br.» Jena.

Поступила 29.IV 1970 г.

LARVAL AND POSTLARVAL SEGMENTS OF THE INSECT HEAD

L. V. Puchkova

(State University, Kiev)

Summary

The head of insects is a result of integration of primary radial endonal structures — derivatives of aboral complex of Ctenophora type ancestors of oligomerous organisms with three larval and five postlarval segments. The nervous apparatus of the larval segments is a derivative of the primary radial eight-ray orthogon, the ganglia of which appeared in the points of radial stems' intersection with circumblastoporal ring, groupped in pairs and laid the basis of four primary methameres. Three of them after distinguishment of the proliferation zone remained at the front end of the body. Two of them are primary preoral. The neuromere of the former is rudimentary and might be involved into the composition of the frontal ganglion, the neuromere of the latter was involved into the composition of the archecerebrum as optical ganglia. The coeloms of these segments disappeared at very early stages of phylogenesis. The nervous apparatus of the third larval segment completed a protocerebral division of the brain as ventral bodies. A seeming development of ventral bodies and some endonal structures of the brains from one embryonal anlage is a result of development by the archallaxis type. The antennular segment is postlarval, but, as well as some segments which are behind, is secondary larvalized.